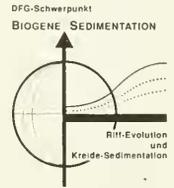


Taxonomische Position und Palökologie von *Solenomeris* DOUVILLÉ, 1924 und ihre Beziehung zu *Acerulina* SCHULTZE, 1854 und *Gypsina* CARTER, 1877 (Acerulinidae, Foraminiferida)

Von

ESMAIL MOUSSAVIAN & RICHARD HÖFLING*)

Mit 1 Abbildung und 3 Tafeln



KURZFASSUNG

Systematik: Die seit der höchsten Oberkreide bekannten hyalin-perforierten Aceruliniden gehören aufgrund ihres Bauplans und ihrer Internstruktur zu den orbitoidalen Großforaminiferen. Die taxonomische Position der wichtigsten känozoisch-rezenten Taxa ist heute noch unklar bzw. umstritten. Die vorliegenden Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen:

Die anhand rezenter Formen aufgestellten Gattungen *Acerulina* SCHULTZE, 1854 und *Gypsina* CARTER, 1877 sind kongenerisch. Ihre Typusarten *A. inhaerens* und *G. plana* weisen die gleichen gattungscharakteristischen Merkmale auf und sind darüberhinaus womöglich synonym. Entsprechend den internationalen Vereinbarungen kommt der Gattung *Acerulina* Priorität zu. Auch das Genus *Solenomeris* DOUVILLÉ, 1924 ist ein jüngeres Synonym von *Acerulina* und muß daher verworfen werden. Die aus dem mittleren Ilerd (unteres Ypres) aufgestellte Typusart *S. ogormani* zeigt klare strukturelle Übereinstimmung mit *Acerulina inhaerens*/*Gypsina plana*. Das hyaline und perforierte Gehäuse weist zwei durch unterschiedliche Kammeranordnung gekennzeichnete Stadien auf: Das Juvenilstadium ist gewunden und besteht aus einem zweikammerigen Embryonalapparat und in mehreren Zyklen angeordneten alternierenden Kammern. Die spätsadiellen Kammern können in konzentrischen bis horizontalen Lagen, in alternierender oder übereinanderfolgender Position und/oder unregelmäßig angeordnet sein. Perforationen sind generell auf die Kammerdächer beschränkt, während Stolonen die benachbarten Kammern einer Lage miteinander verbinden.

Verbreitung und Stratigraphie: *Acerulina ogormani* war ebenso wie die jüngere paläogene Art *A. linearis* HANZAWA und die rezente Art *A. inhaerens* weltweit verbreitet. Ihre stratigraphische Reichweite scheint auf das Zeitintervall Thanet - unteres Lutet beschränkt zu sein.

Sediment- und Riffbildung: Alle oben genannten inkrustierenden *Acerulina*-Arten gelten aufgrund ihrer weltweiten und teilweise massenhaften Verbreitung als wichtige Karbonatproduzenten innerhalb der känozoischen und rezenten Plattformen. Sie treten am häufigsten in den krustenbildenden, meistens Rotalgen-dominanten Assoziationen auf, welche für die Bildung von Rindenkörnern (coated grains) sowie für die Konsolidierung der biogenen Gerüste der Riffgemeinschaften verantwortlich sind. Zur Bildung von ausgedehnten *Acerulina*-dominanten Biokonstruktionen war anscheinend nur *A. ogormani* imstande, die infolge besonderer geologischer und ökologischer Umstände im Ilerd der Pyrenäen ausgedehnte Riffgürtel errichten konnte.

Wachstumsstrategie und Steuerungsmechanismen: Die inkrustierenden Aceruliniden bilden vorwiegend krustige Gehäuse und können daher generell als *Planookkupanten* bezeichnet werden. Es handelt sich dabei um eine genetisch und ökologisch bedingte, auf Substratokkupation gerichtete Wachstumsstrategie, welche den lebenswichtigen Bedürfnissen der Art nach Lebensraum, Licht und Nahrung innerhalb einer normalmarinen Assoziation optimal Rechnung trägt. Als ökologische Steuerungs-faktoren gelten außer dem Environment vor allem competitive inter-/intraspezifische Wechselwirkung und Predation. Das vorherrschend massive, columnar-fingerförmige Wachstum, welches nur aus dem Ilerd der Pyrenäen bekannt ist, wurde in erster Linie durch den Meeresspiegelanstieg einerseits und durch reduzierte competitive Wechselwirkung sowie Predation andererseits begünstigt.

*) Dr. ESMAIL MOUSSAVIAN, Priv.-Doz. Dr. RICHARD HÖFLING, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Strasse 10/II, D-80333 München

ABSTRACT

Hyaline-perforate acervulinids are known since the Latest Cretaceous. In virtue of their morphology and internal structure they belong to the orbitoidal larger foraminifera. Until now the systematic position of the main Cainozoic-Recent taxa is controversial. The present study led to the following results:

Acervulina SCHULTZE, 1854 and *Gypsina* CARTER, 1877 are congeneric. The type species *A. inhaerens* and *G. plana* show the same genus-specific features. According to the „International Code of Zoological Nomenclature“ the genus *Acervulina* has priority. *Solenomeris* DOUVILLE, 1924 is also synonymous to *Acervulina* like *Gypsina*. The type species *S. ogormani* from the Middle Ilerdian (Early Ypresian) reveals structural accordance with *Acervulina inhaerens* / *Gypsina plana*. The hyaline-perforate test is characterized by two stages with different chamber arrangements: the coiled juvenile stage, consisting of an embryonic apparatus with two chambers and followed by alternating chambers in several cycles; the chambers of the later stages can be arranged either in concentric or horizontal layers, in alternating or superimposed successions, and/or irregularly. Perforations generally are restricted to the chamber roofs; stolons are connecting neighbouring chambers of one layer.

Acervulina ogormani, as well as the younger Paleogene species *A. linearis* were cosmopolitan like the Recent *A. inhaerens*. The stratigraphic range of *A. ogormani* seems to be restricted to Thanetian - Early Lutetian.

All *Acervulina* species mentioned above are known as important carbonate producing organisms on Cainozoic and recent platforms. They prevail in encrusting rhodophyte-dominant associations which are responsible for the development of both coated grains and reefal frameworks. Obviously only *A. ogormani* was able to build bioconstructions. Due to particular ecological conditions during the Ilerdian extended reef belts were formed in the Pyrenees.

Generally the encrusting acervulinids can be described as *plano-occupants* indicating a genetically and ecologically controlled substrate occupying growth strategy. Environment conditions as well as competitive inter- and intraspecific interactions can be considered as controlling ecological factors. The dominating massive digitate-columnar growth forms - so far only known from the Pyrenean Ilerdian - were favoured by sealevel rising and reduced competitive interactions of the organisms.

1. EINLEITUNG

Unter den sessilen Foraminiferen haben sich im Verlauf der Evolution eine Reihe von Formen soweit spezialisiert, daß sie sich vorwiegend oder vollständig eine inkrustierende Wachstumsstrategie angeeignet. Bis zur Oberkreide waren es fast ausschließlich sandschalige oder porzellanschalige Formen, insbesondere Angehörige der Lituolidae, der Placopsilinidae, der Coscinophragmatidae, der Haddoniidae und schließlich der Nubeculariidae (vgl. u. a. WENDT 1969; HOFLING 1989; PLAZIAT & PERRIN 1992; SCHULTE et al. 1993). Alle diese Formen bilden im allgemeinen eine begrenzte Haftfläche oder okkupieren ein Substrat nur punktuell bzw. fleckenhaft. Ein massives Wachstum von zahlreichen sukzessiven Generationen in Form von „Mikroriffen“ oder lokal begrenzten Biostromen ist eher ein Sonderfall.

Die rotalgenähnliche Fähigkeit, über längere Zeiträume ausgedehnte Faziesbereiche in Form von Rindenkörnern (Rhodolithen, Macroïden), Biostromen und Biohermen einzunehmen, konnten sich anscheinend nur die Acervuliniden aneignen. Dies betrifft insbesondere die inkrustierenden Formen, die

bereits seit dem Erscheinen der Acervuliniden während der höchsten Oberkreide existieren. Gerade die enorme Anpassungsfähigkeit und die höchst erfolgreiche Wachstumsstrategie führte zu derartigen Degenerationserscheinungen der Gehäuse, daß sie mehr Rotalgen oder inkrustierenden Bryozoen ähneln als Foraminiferen. Bereits zu Beginn des Paleozän entwickelten sich die Acervuliniden zu einem der wichtigsten Elemente der heute noch weltweit präsenten modernen Assoziationen inkrustierender Organismen innerhalb rezifaler Gemeinschaften. Die bedeutendste Vertreterin dieser Foraminiferen-Familie im tieferen Paläogen wurde von DOUVILLE (1924) als eine solenoporoiden Rotalge angesehen und mit der Bezeichnung „*Solenomeris O'gormani*“ in die Literatur eingeführt.

Langjährige systematische und ökologische Untersuchungen an fossilen und rezenten Formen der acervuliniden Foraminiferen durch einen der Autoren (E. M.) erbrachten neue Erkenntnisse zu ihrer Taxonomie, Wachstumsstrategie und Rolle beim Aufbau biogener Karbonate.

2. SYSTEMATIK

Ordnung Foraminiferida EICHWALD, 1830

Familie Acervulinidae SCHULTZE, 1854

1854 SCHULTZE: „Acervulinida“, S. 53; „Familie der Acervuliniden“, S. 67

Die hyalin-perforierte Foraminiferen-Familie Acervulinidae gehört aufgrund ihres Bauplans zu den sogenannten orbitoidalen Großforaminiferen. Ihre Evolution seit der Oberkreide brachte eine Reihe von freilebenden, festsitzenden und

inkrustierenden Formen hervor. Das Gehäuse all dieser Formen zeigt ein spiralgiges Juvenarium mit Embryonalapparat und periembryonalen nepoischen Kammern in alternierender Anordnung, woraus sich der spätsadielle Gehäuseteil entwickelt. In diesem Stadium können die Kammern regelmäßig und allseitig, beidseitig oder einseitig in konzentrischen Serien bzw. in sukzessiven Lagen angeordnet sein oder aber auch unregelmäßig angehäuft. Dadurch entstehen globuläre, discoidale, laminare und schließlich unregelmäßige bzw. degenierte Gehäuse, die bisher folgenden Gattungen zugeordnet werden:

Sphaerogypsina GALLOWAY, *Discogypsina* SILVESTRI, *Planogypsina* BERMUDEZ, *Wilfordia* ADAMS, *Acerulina* SCHULTZE, *Gypsina* CARTER, *Borodinia* HANZAWA und *Ladoronia* HANZAWA.

Als wichtigste Gattungen gelten *Acerulina* und *Gypsina*. Hinzu kommt noch die ursprünglich als eine Rotalge etablierte Gattung *Solenomeris* DOUVILLE aus dem Paläozän, deren Typusart später beschrieben wird. Die taxonomischen Beziehungen dieser drei Gattungen werden im Anschluß diskutiert.

Gattung *Acerulina* SCHULTZE, 1854

Typusart: *Acerulina inhaerens* SCHULTZE, 1854: 68, Rezent.

Typuslokalität: Adriatisches Meer bei Ancona/Italien.

Synonyme:

Gattung: *Gypsina* CARTER, 1877: 172.

Typusart: *Gypsina plana* (CARTER) (Basionym: *Polytrema planum* CARTER, 1876: 211, *Gypsina melobesoides* CARTER, 1877: 172-175), Rezent.

Typuslokalität: Mauritius

Gattung: *Solenomeris* DOUVILLE, 1924: 69.

Typusart: *Solenomeris ogormani* DOUVILLE, 1924: 69-70, Abb. 1-5; fossil: Geol. Stufe: Ilerd (Paläozän).

Typuslokalität: Bearn (Südfrankreich).

Diagnose: Gehäuse frei oder feststehend bis stark inkrustierend, bestehend aus zwei durch unterschiedliche Baupläne gekennzeichnete Stadien: Jungstadium gewunden, aufgebaut aus einem Embryonalapparat und in mehreren Zyklen angeordneten alternierenden Kammern. Adultstadium sich marginal und ventral ausbreitend; Kammern in konzentrischen bis horizontalen (substratparallelen) und sukzessiven Lagen, alternierend und/oder übereinanderfolgend und/oder unregelmäßig angeordnet; Kammergröße stark variabel; Kammerform hochbogig, spatelförmig bis stark abgeflacht und annähernd eckig; Kammerwände zweischichtig und hyalin, Perforation bei regelmäßigem Bauplan auf obere Teile (Kammerdächer) beschränkt; Stolonen generell in den Seitenwänden, zwischen den benachbarten Kammern einer Lage; aperturähnliche Öffnungen in marginaler Position bisher nur bei rezenten Formen festgestellt.

Vergleichende Analyse bisheriger Untersuchungen: Die Synonymie bzw. die Selbständigkeit der Gattungen *Acerulina*, *Gypsina* und *Solenomeris* ist umstritten. Allgemein werden heute die ersten zwei anhand rezenter Arten aufgestellten Gattungen als selbständig angesehen (siehe LOEBLICH &

TAPPAN 1988: 595-596). Diese Ansicht basiert jedoch mehr auf sekundärer Literatur als auf einer gründlichen Revision der Typusarten. Die Zugehörigkeit der ursprünglich als eine solenoporoiden Rotalge beschriebenen Gattung *Solenomeris* zu den acervuliniden Foraminiferen findet zwar in neuester Zeit zunehmend allgemeine Anerkennung, ihre taxonomische Position wird aber unterschiedlich bewertet (MOUSSAVIAN 1989; PERRIN 1987; PLAZIAT & PERRIN 1992).

Die heute noch bestehende Schwierigkeit bezüglich der Synonymie bzw. Selbständigkeit der Gattungen *Acerulina* SCHULTZE und *Gypsina* CARTER wurde vor allem durch die in der Literatur herrschende vielfache Konfusion verursacht, die bis zu den Protologen (Originalbeschreibungen) zurückzufolgen ist: zum einen die unklaren, teilweise unrichtigen Diagnosen der Typusarten und der Gattungen, zum anderen die Zuordnung unterschiedlicher Taxa der Typusarten und der Gattungen, insbesondere durch die späteren Autoren (s. u.).

Gattung *Acerulina*: Gegründet auf völlig unterschiedliche Formen stellte SCHULTZE (1854: 67-68) die Gattung *Acerulina* auf. Als Typspezies gilt die Art *A. inhaerens* SCHULTZE (1854: 68, Tab. 6, Fig. 12), die vom genannten Autor „häufig an Tangen und Corallinen wie im Sande“ des adriatischen Meeres bei Ancona (Italien) beobachtet wurde. Das Originalmaterial wurde offensichtlich bis heute nicht nachgeprüft. Die Gattungs- und Artbeschreibung charakterisieren lediglich angeheftete oder freie, hyalin-perforierte und mehrkammerige Formen, deren Kammern durch „größere Öffnungen“ miteinander in Verbindung stehen. Die knappe Beschreibung läßt also keinesfalls darauf schließen, daß der Autor tatsächlich auch das inkrustierende Taxon gemeint hat, das uns durch die meisten späteren Autoren beschrieben und illustriert worden ist (siehe unten). Nach dem heutigen Kenntnisstand können mindestens noch zwei weitere Gattungen in Erwägung gezogen werden, die SCHULTZE gemeint haben könnte, nämlich *Planorbulina* D'ORBIGNY und *Mimiacina* GALLOWAY. Auf die Ähnlichkeit junger Exemplare von *Acerulina inhaerens* und *Planorbulina acervalis* ist bereits mehrmals hingewiesen worden (so CUSHMAN et al. 1954: 373; REISS & HOTTINGER 1984: 262). Bereits CARPENTER et al. (1862: 209) waren der Überzeugung, daß die SCHULTZESCHE Gattung *Acerulina* nichts anderes sei als *Planorbulina*, eine Meinung, die später auch UHLIG (1886: 199) teilte. Die von BRADY (1984: 718, Taf. CII, Fig. 3) aufgrund der Unklarheit provisorisch bevorzugte Kombination *Gypsina inhaerens* wurde von den meisten späteren Autoren bis in die vierziger Jahre hinein übernommen, so z.B. von CHAPMAN (1902: 209), YABE (1918: 22), YABE & HANZAWA (1929: 179, Taf. 16, Fig. 6; 1930: 37) und LINDSEY (1913). Die ursprüngliche Bezeichnung *Acerulina inhaerens* fand erst später zunehmend Anerkennung (siehe HANZAWA 1945: 60; 1957: 67, Taf. 24, Fig. 2a-c; CUSHMAN et al. 1954: 372-373, Taf. 91, Fig. 37-38; LOEBLICH & TAPPAN 1964: C 696; 1988: 597; REISS & HOTTINGER 1984: 262, Fig. 32c, Fig. 33a-f).

CUSHMAN (1927: 95-96, Taf. 21, Fig. 6 und später) akzeptierte die Gattung *Acerulina* frühzeitig, jedoch nur mit planorbuliniden-ähnlicher Modifikation als Typspezies *inhaerens* unter gleichzeitiger Beibehaltung der Gattung *Gypsina* mit der inkrustierenden Typusart *G. plana* CARTER und anderen nicht inkrustierenden Arten (wie *G. globulus*, *G. vesicularis*, siehe weiter unten).

Trotz der oben genannten Zweifel bleibt die bisherige Interpretation der Gattungs- und Artidentifikation weiterhin legitim, da eine gründliche Revision des Original- und/oder Typusmaterials noch nicht vorliegt und damit auch kein stichhaltiger Beweis für eine Verwerfung der Gattung.

Gattung *Gypsina*: Unabhängig von *Acerulina* stellte CARTER (1877: 172) die Gattung *Gypsina* auf, deren Typusart *G. melobesioides* später aufgrund der Synonymie mit der kurz zuvor von ihm (CARTER 1876: 211) als *Polytrema planum* bezeichneten Art in *Gypsina plana* (CARTER) umbenannt wurde. Zugleich betonte CARTER (1877: 173) die Zugehörigkeit der Art „*Tinoporos vesicularis*“ zu seiner neuen Gattung *Gypsina*. Entsprechend den Protologen sowie den Untersuchungen von LINSEY (1913) handelt es sich dabei um eine inkrustierende bzw. hemisphaerische Massen bildende Foraminifere mit in sukzessiven Lagen in alternierender Anordnung aufgebauten und perforierten Kammern, die stark gebogen bis rechteckig oder polygonal sind. Die an den Ausführungen CHAPMANS (1902: 225) orientierten Beschreibungen LINSEYS (1913) wurden von späteren Autoren weitgehend übernommen, wenn auch mit gewissen Modifikationen oder Mißdeutungen (so z. B. GALLOWAY 1933: 308; CUSHMAN 1927: 96; LOEBLICH & TAPPAN 1964: C 694-696, 1988: 597). Ihre Strukturanalysen berücksichtigen aber nur den spätstadiellen Gehäuseteil, weil das Juvenarium von *G. plana* nicht gefunden wurde. Darüber hinaus werden in den Diagnosen Stolonenysteme entweder negiert oder nicht berücksichtigt. Auf diese generell unrichtigen Deutungen haben bereits eine Reihe von Autoren hingewiesen (so z. B. HOFKER 1927: 9; HANZAWA 1957: 69; HAGN & WELLNHOFER 1967: 225).

Für die Konspizität der Arten *Acerulina inhaerens* und *Gypsina plana*, und zwar mit der Bezeichnung „*A. inhaerens* SCHULTZE var. *plana* CARTER“ plädierte vor allem HANZAWA (z. B. 1945: 60; 1957: 67, Taf. 24, Fig. 2a-c). Trotzdem behielt HANZAWA (1957: 65-67) wie die Autoren zuvor das Genus *Gypsina* bei und zwar als legitimen Repräsentanten für disjuncte bis globale *Aceruliniden*-Formen wie „*G. globulus*

REUSS“ und „*G. vesicularis* (PARKER & JONES)“. Es handelt sich hierbei um Taxa, die später berechtigterweise neuen Gattungen zugeordnet wurden (*Sphaerogypsina* GALLOWAY, 1933 und *Discogypsina* SILVESTRI, 1937; siehe auch LOEBLICH & TAPPAN 1988: 596).

Auf die verwandtschaftliche Beziehung zwischen den beiden Gattungen verwiesen in neuer Zeit HAGN & WELLNHOFER (1967: 225). Die Annahme HAGNS jedoch, *Acerulina* unterscheide sich von *Gypsina* vor allem durch die stärker gewölbten Kammern und eine andere Wuchsform, beruht auf Angaben früherer Autoren. Variabilität in Kammer- und Wuchsform ist eine ökologisch bedingte Erscheinung sogar innerhalb eines einzigen Gehäuses und daher im folgenden weder als Gattungs- noch als Artmerkmal zu bewerten (vgl. Taf. 1).

Gattung *Solenomeris*: Über die systematische Stellung dieser Gattung besteht trotz der neuesten Untersuchungsergebnisse noch keine Einigkeit. Aus den *Aceruliniden*-Bauten des mittleren Ilerd von Bearn (westliches Aquitaine-Becken, S-Frankreich) beschrieb DOUVILLE (1924: 69-70, Abb. 1-5) die Art „*Solenomeris o'gormani*“ als eine solenoporoidale Rotalge. Während manche Autoren die Algennatur dieser Form bezweifelten (PFENDER 1926: 328; MASLOV 1956: 140), plädierten die meisten Algenforscher für ihre Zuordnung zu den Rotalgen bzw. Solenoporaceen, so RAO & VARMA (1953: 21), ELLIOTT (1964: 697), JOHNSON & KASKA (1965: 59), POIGNANT & BLANC (1974: 74), DIENI et al. (1979: 502), WRAY (1977: 48) und TAPPAN (1980: 140). Auf die Tatsache, daß bereits TRAUTH (1918: 70, Taf. 3, Fig. 17-18) die Foraminiferen-Natur dieser Art erkannte (vgl. MOUSSAVIAN 1989: 77) und sie mit *Gypsina plana* (als „*Polytrema planum*“) gleichsetzte, wurde erst von HAGN & WELLNHOFER (1987: 226) aufmerksam gemacht; dieselben Autoren hoben auch die mögliche Zugehörigkeit der Art *ogormani* zur Gattung *Gypsina* hervor. Die Kombination *Gypsina ogormani* bevorzugten insbesondere HAGN (1972, 1983, 1989), HAGN & MOUSSAVIAN (1980), HAGN et al. (1981) und MOUSSAVIAN (1984).

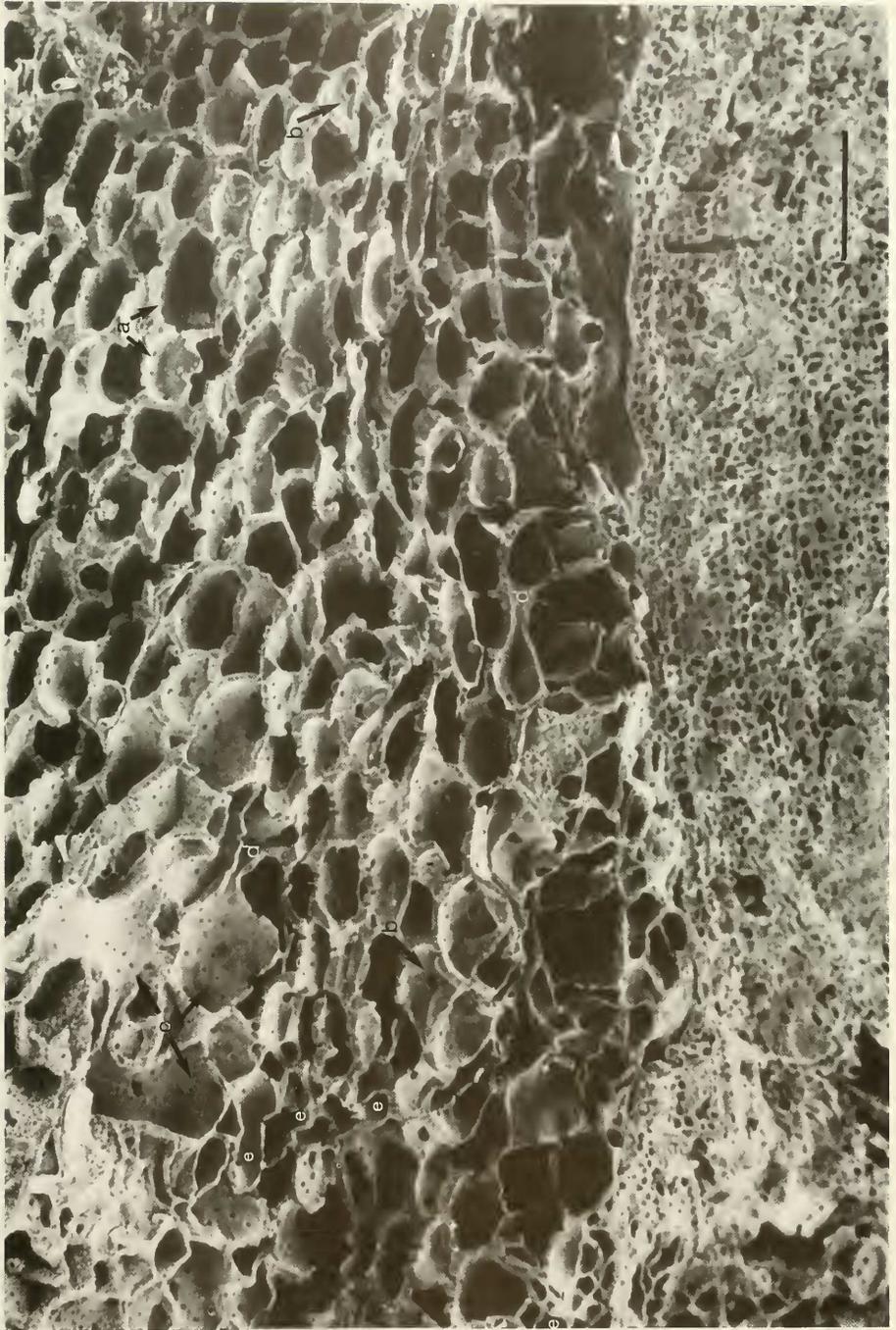
Tafel 1 *Acerulina inhaerens* SCHULTZE, 1854. - Rezent
Bauplan, Kammerstruktur und Wachstumsstrategie

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Bauplanes von *Acerulina inhaerens* SCHULTZE, als ein wesentlicher Bestandteil inkrustierender Assoziationen innerhalb eines Saumriffes in ca. 30m Tiefe.

Das Detailbild zeigt das Spätstadium eines Exemplares, das einer corallinen Rotalge aufgewachsen ist. Die lagenweise bis unregelmäßige Anordnung der Kammern ist die Folge einer artcharakteristischen Wachstumsstrategie. Unmittelbar über dem Substrat und vorwiegend in der rechten Bildhälfte sind die Kammern meist abgeflacht bis annähernd rechteckig und in mehr oder weniger regelmäßigen Lagen angeordnet. In solchen homogenen Wachstumsphasen sind die Individuen in ihrem Struktur Aufbau weniger von ständiger inter- und intraspezifischer Konfrontation und Konkurrenz um die Gewinnung von neuem Substrat bzw. Lebensraum beeinflusst, als vielmehr von der Beibehaltung des bestehenden Lebensraumes und der Wachstumsrichtung. Das Resultat ist ein regelmäßiger Bauplan, der schrittweise neue Lagen mit alternierenden und/oder übereinander angeordneten Kammern entwickelt. In der rechten Bildhälfte dagegen sind die Kammern vorwiegend unregelmäßig aufgebaut und angeordnet, eine Erscheinung, die auf ständige Veränderung der Wachstumsrichtung in starker Abhängigkeit von kompetitiver Wechselwirkung um neuen Lebensraum zurückzuführen ist. Dies führt zu einer stark variablen Form und Anordnung der Kammern.

Die Wachstumsstrategie beeinflusst auch die Organisation wichtiger Strukturelemente, nämlich die Poren und Stolonen. Sind die Kammern homogen aufgebaut und regelmäßig angeordnet, so zeigen die Perforation und die intercameralen Verbindungen (Stolonen) das gleiche Muster; die Perforation beschränkt sich auf das Kammerdach (a), die Stolonen hingegen auf die gemeinsamen Wände der Kammern einer Lage (b); d.h. die unmittelbar benachbarten Kammern einer Lage stehen durch Stolonen in Verbindung. Die Verdickung der Seitenwände der Kammern und in Extremfällen die Verwachsung der aufeinanderfolgenden Seitenwände zur Pfeilförmigen Struktur tritt nur bei rechteckigen sukzessiven Kammern auf. Sind die Kammern stark unregelmäßig aufgebaut und angeordnet, so kann die Perforation fast alle gemeinsamen Wände erfassen (c). Die Kammern können sehr extreme Formen und Anordnungen annehmen (e). In diesen Fällen kommt es zu regelloser Anhäufung von wesentlich kleineren Kammern, die man als Nebenkammern bezeichnen kann. Die Stolonen zwischen den benachbarten Kammern einer Reihe können bei intensiver Substratokkupation als lange Kanäle ausgebildet werden (d).

Golf von Aquaba, Rotes Meer (leg.: W. C. DULLO 1986). Balkenlänge: 100 µ.



In neuester Zeit erkannten PLAZIAT (1984), PLAZIAT & PERRIN (1992) und PERRIN (1987) zwar die enge verwandtschaftliche Beziehung von *Solenomeris* zu den *Acervuliniden*, plädierten jedoch für die Beibehaltung der ursprünglichen Gattungsbezeichnung *Solenomeris*, allerdings ohne dies nach taxonomischen und systematischen Gesichtspunkten zu begründen. Eine nähere Strukturanalyse der zur Diskussion stehenden Art erfolgte erstmals durch MOUSSAVIAN (1989: 76-78, Taf. 6, Fig. 1-6), der die neue Kombination *Acervulina ogormani* (DOUVILLE) einführte. Nach dem zuletzt genannten Autor zeigt die Gattung *Solenomeris* den gleichen Bauplan und die gleichen Strukturmerkmale wie die Gattungen *Acervulina* und *Gypsina*.

Schlußfolgerung: Die Auswertung der bisherigen Arbeiten und vergleichende Untersuchungen an rezenten und fossilen *Acervuliniden* zeigen die enge taxonomische Zusammengehörigkeit von *Gypsina plana* und der Art, die heute unter dem Namen *Acervulina inhaerens* bekannt ist. Beide Formen vertreten ein und dieselbe Gattung und sind darüber hinaus womöglich miteinander synonym. Nach dem heutigen Kenntnisstand und gemäß dem „International Code of Zoological Nomenclature“ gilt die Priorität der Gattung *Acervulina*. Auch DOUVILLE's *Solenomeris* ist, wie aus der Artbeschreibung entnommen werden kann (siehe unten), mit *Acervulina* kongenerisch und muß daher verworfen werden. Die hier emmendierte Gattungsdiagnose gründet sich auf die Untersuchung zahlreicher Exemplare der Typusart aus dem Indopazifischen und karibischen Raum, verglichen mit paläogenen, neogenen und pleistozänen *Acervuliniden*.

Acervulina ogormani (DOUVILLE, 1924)

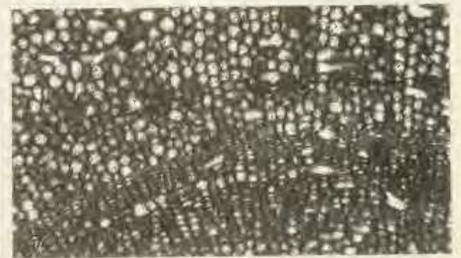
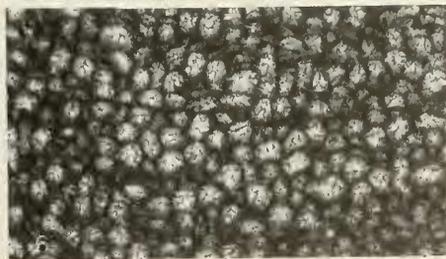
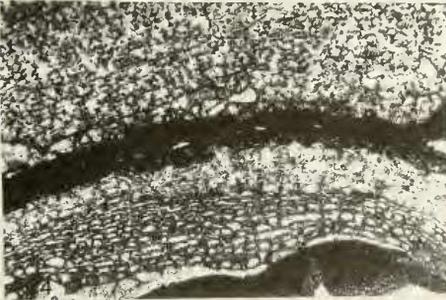
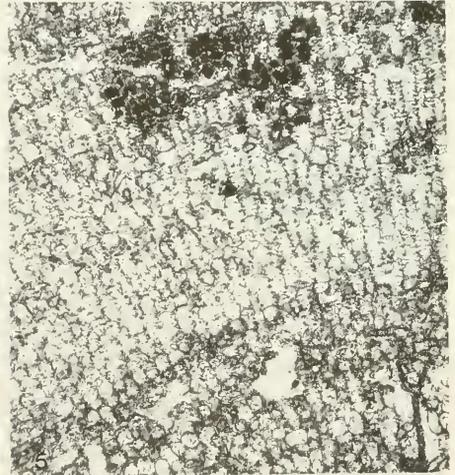
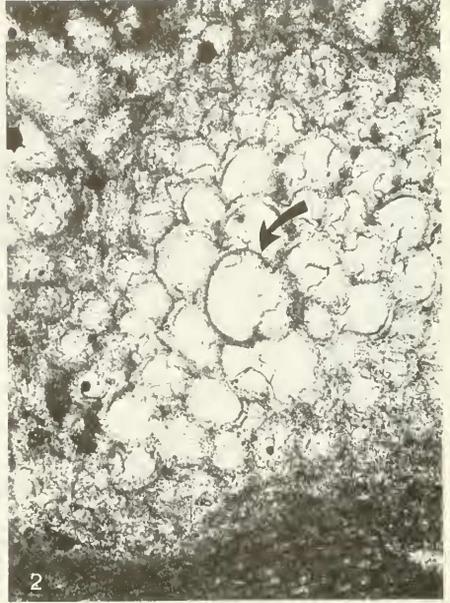
Taf. 2, Fig. 2-7; Taf. 3, Fig. 2-6

Basionym: *Solenomeris o'gormani*, DOUVILLE, 1924: 169.

- 1918 *Polytrema planum* CART. - TRAUTH: 240, Fig. 17-18; Paleozän, Ostalpen, Pongau/Österreich.
- 1924 *Solenomeris o'gormani* n. gen. n. sp. - DOUVILLE: 169 bis 170, Abb. 1-5; Ilerd; Bearn, S-Frankreich.
- 1926 *Solenomeris Douvilléi* n. sp. - PFENDER: 328-329, Taf. 12; Unteres Eozän-Mitteozän, Katalonien/Spanien.
- 1926 *Solenomeris(?) Douvilléi* sp. nov. (non PFENDER). - RAO & VARMA: 21-22, Taf. 2, Fig. 11-12, Untereozän, Punjab/Indien.
- 1956 *Solenomeris afonensis* sp. nov. - MASLOV: 140-141, Taf. 45, Fig. 1; Paleozän (?Thanet-Ilerd), Kaukasus.
- 1964 *Solenomeris ogormani* DOUVILLE. - ELLIOTT: 697-698, Taf. 105-107; Paleozän.
- 1965 *Solenomeris ogormani* DOUVILLE. - JOHNSON & KASKA: 59, Taf. 36, Fig. 1; Paleozän, Guatemala.
- 1972 *Gypsina ogormani* (DOUVILLE). - HAGN: 116-117, Taf. 8, Fig. 2; Paleozän, Nördliche Kalkalpen (s. a. HAGN 1983, HAGN et al. 1981).
- 1980 *Gypsina ogormani* (DOUVILLE). - HAGN & MOUSSAVIAN: 148-149, Taf. 12, Fig. 2; Paleozän-Unteres Eozän, Nördliche Kalkalpen.
- 1984 *Gypsina ogormani* (DOUVILLE). - MOUSSAVIAN: z. B. 20-21, 24-25, 32, Taf. 5, Fig. 4; Thanet-unteres Lutet, Ostalpen.
- 1984 *Solenomeris Douvilléi* PFENDER. - PLAZIAT: 1070, Taf. 101, Fig. 3; Ilerd (unteres Ypres), Corbières/Pyrenäen.
- 1987 *Solenomeris ogormani* DOUVILLE. - PERRIN: 197-204; Taf. 1-3, Abb. 1-3; Corbières.

Tafel 2 *Acervulina* sp. indet 1 (Maastricht-Unterpaleozän) und *Acervulina ogormani* (DOUVILLE) (Thanet-unteres Lutet). Bauplan, Kammerstruktur, Wuchsform

- Fig. 1 *Acervulina* sp. indet 1. - Das Bild zeigt einen Schrägschnitt durch das spiralgige Anfangsstadium (a) und das lagige Spätstadium (b) einer A-Form. Das bezeichnende Merkmal dieser Art liegt in der Struktur der juvenilen perieubryonalen Kammern, welche dickwandig und imperforiert erscheinen. Kambühelkalk; Unterpaleozän. Kambühel, Niederösterreich. x 75.
- Fig. 2-7 *Acervulina ogormani* (DOUVILLE).
- Fig. 2 Juvenarium der A-Form mit zweikammerigem Embryonalapparat (Nucleoconch, Deuteroconch; siehe Pfeil), gefolgt von zyklisch angeordneten alternierenden Perieubryonalkammern, die spatelförmig bis hochbogig und perforiert sind. „Unterer Lithothammiumkalk“, Südhelvetikum; mittleres Ilerd. Haunsberg N Salzburg, Österreich; x 200.
- Fig. 3 Ausgewachsene Gehäuse (Adultstadium) mehrerer dünnkrustiger Individuen. Die vorwiegend abgeflachten bis annähernd rechteckigen Kammern sind in lamellenartigen Lagen angeordnet. Diese genetisch und ökologisch bedingte substratokkupierende Wachstumsstrategie tritt meistens in Corallinaceen-dominanten Inkrustationsabfolgen auf, welche durch competitive inter-/intraspezifische Wechselwirkung zwischen den assoziierten Organismen gekennzeichnet sind. Rhodolith-Geröll der inneralpinen Molasse; mittleres Ilerd. Unterinntal, Österreich. x 45.
- Fig. 4 Adultstadium von zwei dünnkrustigen Individuen mit abgeflachten Kammern in alternierender und übereinander angeordneter Position. „Unterer Lithothammiumkalk“; mittleres Ilerd. Haunsberg N Salzburg. x 45.
- Fig. 5 Adultstadium eines columnaren Gehäuses. Bei derartig ökologisch begünstigtem Wachstum werden vorwiegend spatelförmige bis hochbogige und übereinander angeordnete Kammern entwickelt. Die Kammerwände sind hyalin und perforiert (oben Mitte). „*Solenomeris reef*“; mittleres Ilerd. Pech Agut bei Albas, S Frankreich. x 55.
- Fig. 6 Schräg-bis tangential geführter Schnitt durch das Spätstadium eines nodularen Gehäuses, aufgebaut aus spatelförmigen bis hochbogigen und perforierten Kammern. „*Solenomeris reef*“; mittleres Ilerd. Pech Agut bei Albas, S Frankreich. x 80.
- Fig. 7 Charakteristische Wechselfolge von unterschiedlichen Wachstumszonen in den nodularen bzw. columnaren Wuchsformen. Zonen aus stark abgeflachten Kammerlagen (unten) überwachsen von Zonen aus spatelförmigen bis hochbogigen Kammern. Dies ist im wesentlichen auf saisonelle Veränderung der Wachstumsbedingungen zurückzuführen. „*Solenomeris reef*“; mittleres Ilerd. Pech Agut bei Albas, S Frankreich. x 60.



- 1989 *Acervulina ogormani* (DOUVILLE). - MOUSSAVIAN: 77-78, Taf. 6; Thanet-unteres Lutet, Alpin-mediterrane Region.
- 1989 *Gypsina ogormani* (DOUVILLE). - HAGN: 14-15, Taf. 5, Fig. 1; Paleozän-unteres Lutet, Nördliche Kalkalpen.
- 1992 *Solenomeris ogormani* (DOUVILLE). - PLAZIAT & PERRIN: z. B. 195-203, Fig. 2-5, 6b-d, Fig. 7-9; Corbières/Pyrenäen.

Beschreibung: Die morphologische und strukturelle Ähnlichkeit von *A. ogormani* mit der rezenten *A. inhaerens* sowie die Gründe für ihre Verwechslung mit solenoporoiden Rotalgen wurden von MOUSSAVIAN (1989: 77-81) in einer ausführlichen Beschreibung bereits diskutiert. Hier werden der Bauplan und die Struktur des Gehäuses in etwas modifizierter Darstellung zusammengefaßt. Das im ausgewachsenen Stadium festsetzende und meist inkrustierende Gehäuse weist wie *A. inhaerens* zwei Entwicklungsphasen mit unterschiedlichem Bauplan und Kammeranordnung auf: das spiralgewachsene Juvenarium der A-Form besteht aus Embryonalapparat und mehreren Kammerzyklen (Taf. 1, Fig. 2). Der Embryonalapparat setzt sich aus zwei Kammern zusammen, dem Nucleoconch und dem Deuteroconch, die durch ein Stolon in Verbindung stehen und jeweils mehrere Öffnungen aufweisen. Die perieubryonalen nepoischen Kammern, sind in der Regel dünnwandiger als die Embryonalkammern. Wie groß die Zahl und die Anordnung der Auxiliarkammern ist und ob bei *A. ogormani* unterschiedliche Typen von „initial arrangements around the embryo“ vorkommen, wie NEUMANN (1986: 234, 237) bei Planorbuliniden feststellte, kann aus dem vorliegenden Material nicht eindeutig entnommen werden. Die drei bis fünf zählenden Kammerzyklen des Jungstadiums entwickeln meistens eine discoidale bis ellipsoidale, seltener eine sphärische Morphologie. Bei discoidaler Wuchsform können eine mediane und mehrere laterale Kammerlagen unterschieden werden. Die Kammern des Juvenariums sind alle perforiert, zeigen eine spatelförmige Morphologie und stehen in alternierender Position zueinander.

Das Adultstadium setzt ein mit dem Übergang vom spiralgewachsenen bzw. zyklischen in lagiges und/oder unregelmäßiges Wachstum bzw. Anordnung der Kammern. Damit beginnt

sich das Gehäuse über dem Substrat auszubreiten und in die Höhe zu wachsen (Taf. 2, Fig. 3-7). In diesem Stadium sind Anordnung, Form und Dimension der Kammern sowie die Wuchsform stark von der Adaption an den Lebensraum bzw. an das Substrat abhängig. Die Kammern können spatelförmig und hochbogig (Taf. 2, Fig. 5-7) oder stark abgeflacht und annähernd rechteckig ausgebildet sein (Taf. 2, Fig. 3-4). Auch die Anordnung der Kammern der aufeinanderfolgenden Lagen kann unterschiedlich sein. Sie können alternieren (Taf. 2, Fig. 4), sie können aber auch direkt übereinanderfolgen (Taf. 2, Fig. 5, 7). Spatelförmige und alternierende Kammern treten vor allem in den ältesten konzentrisch verlaufenden Lagen auf. Entwickelt ein Individuum nach der Anpassungsphase ans Substrat regelmäßig und schrittweise neue Kammerlagen, so entsteht eine mehr oder weniger gleichmäßige Architektur von abgeflachten oder annähernd rechteckigen übereinanderfolgenden Kammern (Taf. 2, Fig. 3-4). Setzt sich diese Entwicklung kontinuierlich fort, so können die Kammerseitenwände in den älteren Lagen massiver werden und miteinander verwechseln, so daß pfeilerähnliche Strukturen vertikal zu den Kammerlagen auftreten. Bei knolligem bis columnarem Wachstum bilden sich häufig Wachstumszonen mit spatelförmigen bis hochbogigen Kammern in Alternierung mit Wachstumszonen, die durch stark abgeflachte Kammern charakterisiert sind (Taf. 2, Fig. 5-7). Die Perforation beschränkt sich in der Regel auf die oberen Bereiche der Wände (Kammerdächer; Taf. 2, Fig. 5). Die Verbindung zwischen den Kammern einer Lage wird durch Stolonen in den Seitenwänden hergestellt.

Vergleiche mit anderen Arten:

Acervulina sp. indet. 1 (Maastricht-Dan, Taf. 2, Fig. 1): Diese älteste inkrustierende acervulinide Art entspricht in Wuchsform, Bauplan und Kammerstruktur ebenfalls der Art *A. ogormani* und wurde daher mit ihr verwechselt (siehe z. B. POIGNANT & BLANC 1974: 74, Taf. 13). Der wesentliche Unterschied liegt im Juvenarium: die ersten gewundenen perieubryonalen Kammern sind, im Gegensatz zu denen von *A. ogormani*, wesentlich dickwandiger und darüber hinaus imperforiert; eine Ausbildung, die an *Orbitoides* erinnert. Die vorliegende Form bleibt einer späteren Beschreibung vorbehalten.

Tafel 3 *Acervulina ogormani* (DOUVILLE), Thanet - unteres Lutet.

Wuchsformen, Sediment- und Riffformbildung

- Fig. 1 Multispezifischer Rhodolith, zusammengesetzt aus konzentrisch gewachsenen, krustigen Corallinaceen, Peyssonneliaceen und *A. ogormani*. „Unterer *Litobhamnium* kalk“; mittleres Ilerd. Haunsberg, N Salzburg, Österreich. x 1,5.
- Fig. 2 Columnar-fingerförmig gewachsene Individuen als Hauptbauelement eines Riffgürtels. Das massive Wachstum von bis zu 8 cm erreichenden sukzessiven Gehäusen über längere Zeiträume hinweg wurde durch besondere geologische und ökologische Gegebenheiten begünstigt, wobei der Meeresspiegelanstieg anscheinend die entscheidende Rolle gespielt hat. „*Solenomeris* reef“; mittleres Ilerd. Albas, S Frankreich. x 1.
- Fig. 3 Detailbild aus dem Rhodolith in Fig. 1 mit charakteristischer Alternierung von dünnkrustigen Corallinaceen mit *A. ogormani* (hell), als Folge inter-/intraspezifischer Wechselwirkung und Competition um Lebensraum, Licht und Nahrung. „Unterer *Litobhamnium* kalk“; mittleres Ilerd. Haunsberg, N Salzburg, Österreich. x 7.
- Fig. 4 Nodulare, miteinander verwachsene Individuen aus der Sammlung Mme. LEMOINE, Paris (leg. DOUVILLE). „*Solenomeris* biostrom“; mittleres Ilerd. Bearn, S Frankreich. x 1,5.
- Fig. 5 Konzentrisch gewachsene Krusten von *A. ogormani* in Form von Rindenkörnern. Die als Kern dienenden Fremdkörper (weiß) sind durch die Sammelkristallisation vollständig aufgelöst. „*Solenomeris* reef“; mittleres Ilerd. Pech Agut bei Albas, S Frankreich. x 18.
- Fig. 6 Detail aus der Probe in Fig. 2 mit columnar gewachsenen und zonierten Gehäusen von *A. ogormani*. „*Solenomeris* reef“; mittleres Ilerd. Pech Agut bei Albas, S Frankreich. x 7.



2



3



4



5



6

Acerulina linearis (höheres Cuis-Priabon): Die von HANZAWA (1945: 60, Taf. 15, Fig. 2-5) aufgestellte Art wurde von HAGN & WELLNHOFER (1967: 221-228, Taf. 5-8) ausführlich beschrieben und der Gattung *Gypsina* zugeordnet. Das charakteristische Merkmal dieser Art, nämlich das Zusammenwachsen der Kammerdächer einer Lage zu einer einzigen durchgehenden Wand, tritt erst im Spätstadium auf (vgl. auch HANZAWA 1957, 1959). Dadurch entstehen echte Kämmerchen, die durch imperforierte Septen voneinander getrennt sind. Dieses Merkmal zeichnet *A. linearis* gegenüber allen anderen inkrustierenden Aceruliniden aus.

Acerulina inhaerens (?höheres Miozän-Holozän; Taf. 1): *A. ogormani* zeigt so große Übereinstimmung mit der rezenten Form *Acerulina inhaerens/Gypsina plana* (Taf. 1), daß ein

klarer Unterschied selbst auf Artniveau nicht definitiv festzustellen ist. Wuchsform, Bauplan sowie Struktur und Anordnung der Kammern im Juvenarium und im Adultstadium weisen bei diesen Formen das gleiche Muster auf. Auch die Variabilität in Form, Anordnung und Verteilung der Perforation und das Stolonensystem sind bei *A. ogormani* und *A. inhaerens* ähnlich. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Formen könnte in der Anordnung und Anzahl der nepoinischen periebrionalen Kammern liegen, die bisher kaum erfassbar waren. Demnach bleibt als wichtigster Beleg für die Selbständigkeit und Unabhängigkeit des Taxons *A. ogormani* die Tatsache, daß es im Verlauf des Miozäns ausstirbt, während die Formengruppe *Acerulina inhaerens/Gypsina plana* frühestens im Verlauf des Miozäns in Erscheinung tritt.

3. VORKOMMEN UND STRATIGRAPHIE

Acerulina ogormani war ebenso wie die jüngere paläogene Art *A. linearis* und die rezente *A. inhaerens* weltweit verbreitet. Die bisher beschriebenen Vorkommen reichen vom amerikanischen Kontinent über den alpin-mediterranen bis zum asiatischen Raum (siehe z.B. ELLIOTT 1964; JOHNSON & KASKA 1965; HAGN 1972; HAGN et al. 1981; MOUSSAVIAN 1984 und PLAZIAT & PERRIN 1992). Die zeitliche Verbreitung ist auf Thanet-Lutet

beschränkt (vgl. MOUSSAVIAN 1984). Die Blütezeit fällt offensichtlich in den Zeitraum mittleres Ilerd-tieferes Cuis und ist durch zahlreiche Vorkommen belegt. Es handelt sich um verschiedene klastische und biogene Karbonate, die unterschiedliche Faziestypen anzeigen: Riffgesteine, Algen- bzw. Algen-Acerulinen-dominante Biolithite, Rindenkörner (Rhodolithe, Macroide) sowie turbiditische Sedimente.

4. SEDIMENT- UND RIFFBILDUNG

Alle in diesem Beitrag genannten fossilen und rezenten *Acerulina*-Arten sind aufgrund der massenhaften und weiten Verbreitung ihrer aus Magnesiumkalzit bestehenden Gehäuse als wichtige Karbonatproduzenten anzusehen, die am Aufbau unterschiedlicher Sedimenttypen beteiligt sind. Die weitaus häufigsten Faziestypen mit *A. ogormani* stellen multispezifische Rindenkörner (Rhodolithe, Macroide) und lokal begrenzte biostromale Inkrustationen dar. Riffgesteine sind weit aus seltener.

Rindenkörner (coated grains): Die Plattformkarbonate des Ilerd-Cuis sind, ähnlich wie die des Holozän, reich an von Organismen allseitig umkrusteten, zeitweise oder ständig losen Knollen. Aufgrund der vielfach dominanten Rolle der Rotalgen wurden sie ursprünglich als „Rhodolites“ (BOSELLINI & GINSBURG 1971), später dann berechtigterweise als „Rhodoliths“ (TOOMEY 1975, BOSENCE 1985) bezeichnet. Derartige, im allgemeinen in klastischen Sedimenten massenhaft wachsende Rindenkörner sind meist von einer multispezifischen, inkrustierenden Assoziation zusammengesetzt, in der außer den Rotalgen (Corallinaceen und Peyssonneliaceen) auch inkrustierende Foraminiferen (Aceruliniden und Haddoniiden usw.), Bryozoen, Anneliden und Anthozoen eine bedeutende Rolle spielen können. Sehr häufig kommen Rotalgen- und Rotalgen-Acerulinen-dominante Rhodolithe vor (Taf. 3, Fig. 1, 3). Acerulinen-dominante Rindenkörner („macroids“, HOTTINGER 1983) sind verhältnismäßig selten (Taf. 3, Fig. 5).

Biokonstruktionen: In rezifalen Faziesräumen des Thanet-untereres Lutet übernahm *A. ogormani*, ähnlich wie *A. inhaerens* heute, generell eine gerüstbindende und zementierende Rolle, meist in Assoziation mit Rotalgen und anderen krustigen Organismen. Ausgedehnte Biokonstruktionen, die vorwiegend oder ausschließlich von *Acerulina ogormani* errichtet wurden, sind selten. Die bisher bekannten Vorkommen wurden aus den französisch-spanischen Pyrenäen beschrieben (als „*Solenomeris reefs*“, „*Solenomeris ridges*“; siehe PLAZIAT 1984; PLAZIAT & PERRIN 1992; PERRIN 1987; EICHENSEER 1988; ANSELMANN 1990; HOFLING & MOUSSAVIAN 1990; HÜRTER 1990; REHBACH 1990). Am eindrucksvollsten erscheinen die über 8 km ausgedehnten und 10 m mächtigen, mono- bis paucispezifischen Riffgürtel der Corbières (Mouthoumet Massif, Montagne d'Alavic), welche durch PLAZIAT (1984), PLAZIAT & PERRIN (1992) und PERRIN (1987) eine gründliche Untersuchung erfahren haben. Es handelt sich dabei um in mehreren Phasen entstandene, massive Biostrome, für deren „biogenes Gerüst“ einzig und allein nodulare und columnar-fingerförmige Generationen von *A. ogormani* verantwortlich sind (Taf. 3, Fig. 2, 4-6). Diese einzigartigen Foraminiferen-Biokonstruktionen wurden entlang des Kantenrandes einer Karbonatplattform oder an der äußersten Peripherie einer Lagune angelegt, während sich Korallen-Algen-Riffe gleichzeitig plattformeinwärts fortentwickelten.

5. WACHSTUMSSTRATEGIE UND STEUERUNGS- MECHANISMEN

Inkrustierende Organismen gehören bereits seit dem Paläozoikum zu den wichtigsten Karbonatproduzenten der photischen Zonen der Weltmeere. Ihre krusten- bis knollenbildende Morphologie („sheet to mound-like“, JACKSON 1979) ist das Resultat einer vorherrschend substratokkupierenden Wachstumsstrategie, die in erster Linie durch intensive Konkurrenz (competition) und inter-/intraspezifische Wechselwirkung (interaction) um Licht und Nahrung innerhalb einer marinen Gemeinschaft gesteuert wird. Sie können daher als *planooccupant* bezeichnet werden, wohingegen die Taxa mit vorherrschend aufrechter dendroider Wachstumsstrategie (tree-like) als *spatiooccupant* hervortreten (MOUSSAVIAN 1992).

In einem Riff-Strukturmodell (FAGERSTROM 1987, 1988) werden die krustenbildenden Assoziationen mit Binder („binder“, „binder guild“) angesprochen, die aufrecht-wachsenden, massiven Assoziationen mit Gerüstbildner oder Konstrukteure („constructor“, „constructor guild“). Allerdings wirken die inkrustierenden Organismen im Verlauf einer ökologischen Sukzession („ecological succession“) nicht nur als Binder, sondern vielfach auch als Gerüstbildner sowie als Sedimentfänger („baffler“) entscheidend mit (MOUSSAVIAN 1992, HOFLING 1992).

Die inkrustierenden Acervuliniden sind heute in den tropischen Meeren weit verbreitet. Sie gedeihen in durchlichteten Litoralbereichen bis in größere Tiefen. Nach eigenen Daten scheint das häufige bis massenhafte Wachstum je nach Lebensbedingungen zwischen 20 m bis 120 m zu liegen (siehe auch REISS & HOTTINGER 1984; MINNERY et al. 1985; DULLO et al. 1990). Sie kommen in verschiedenen Faziesbereichen der Riff-ökosysteme und Korallenriff-freien Litoralsysteme vor, wo sie, ähnlich wie im Paläogen, generell als eines der wichtigsten Elemente der krustenbildenden Assoziationen beim Aufbau unterschiedlicher Biokonstruktionen und Rindenkörner (Rhodolithe, Macroide) mitwirken. Weitere Mitsreiter innerhalb dieser Assoziationen gehören hauptsächlich zu den Rotalgen (Corallinaceen, Peyssonneliaceen), Bryozoen, Anthozoen, Anneliden und Spongien. Besonders häufig sind Corallinaceen- und Corallinaceen-Acervuliniden-dominante Assoziationen. *Acervulina*-dominante Inkrustationen sind offensichtlich an bestimmte Lebensräume gebunden. Grundsätzlich können drei Grundtypen von Inkrustationen unter Mitwirkung von Acervuliniden unterschieden werden:

- a) Inkrustationsabfolgen, als Binder und Zementierer innerhalb der Riffgemeinschaften.
- b) Laminierte Rotalgen-Acervuliniden-dominante Biokonstruktionen der tieferen Vorriffareale (vgl. MINNERY et al. 1985; DULLO et al. 1990).

c) *Acervulina*- und Corallinaceen-Acervulina-dominante Macroide und Rhodolithe (vgl. HOTTINGER 1983; REISS & HOTTINGER 1984; PILLER & PERVESLER 1989). In all diesen rezenten und vergleichbaren fossilen Inkrustationen zeigen die Acervuliniden und die meisten assoziierten Organismen eine vorherrschend krustige, gelegentlich auch krustig-knollige Morphologie. Diese zur optimalen Gewinnung von Lebensraum, Nahrung und Licht entwickelte Wachstumsstrategie kommt durch ständige Ausbreitung der Kammerlagen über dem Substrat zustande. (Abb. 1; Taf. 2, Fig. 3-4; Taf. 3, Fig. 3). Als wichtigste Steuerungsfaktoren für das Wachstum dünnkrustiger Taxa und ihrer Inkrustationsabfolgen gelten außer dem Environment vor allem Competition, inter-/intraspezifische Wechselwirkung und Predation.

Massives und ausgedehntes Vorkommen von vorherrschend columnar-fingerförmigen Acervuliniden ist, wie vorher beschrieben, nur aus dem Paleozän bekannt (Abb. 1; Taf. 3, Fig. 2,4,6). Bei dieser Wuchsförmigkeit wird das Bedürfnis nach Lebensraum, Licht und Nahrung hauptsächlich unabhängig vom Substrat durch den rapiden Aufbau neuer Kammern bzw. Kammerlagen aus den darunterliegenden befriedigt. Dabei konnten sich die Individuen jedoch nur wenige Zentimeter über das Substrat erheben.

Die riffbildende Fähigkeit von *Acervulina ogormani* im Ilerd der Pyrenäen war das Produkt besonderer geologischer und ökologischer Bedingungen, welche das sukzessive Wachstum columnarer Generationen über längere Zeiträume förderte. PLAZIAT (1984), PLAZIAT & PERRIN (1992) und PERRIN (1987) machen insbesondere folgende Faktoren für den Aufbau monospezifischer „*Solenomeris reefs*“ verantwortlich: Reduzierte bis fehlende Competition und Predation, moderate Wasserbewegung, relativ niedriger Sauerstoffgehalt, geringe Lichtenergie und Meeresspiegelluktuationen. Der entscheidende Steuerungsfaktor scheint jedoch der Meeresspiegelanstieg gewesen zu sein, mit dem das Wachstum der Population von *A. ogormani* im Gegensatz zu den Korallen schritthalten konnte. Ein vergleichbares rezentes Beispiel für das enorme Wachstum einer Organismengruppe während eines Transgressionsprozesses liefern die karibischen Algenrücken („algal ridges“, „algal caps“). ADEY (1975) führt die bis zu 12 m mächtigen, die präholozänen Riffe überwachenden Corallinaceen-dominanten Rücken von St. Croix/Virgin Islands auf holozänen Meeresspiegelanstieg zurück. Auch hier scheinen die überwachsenen pleistozänen Korallenriffe während des Transgressionsprozesses ertrunken zu sein.

DANK

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Rahmen des DFG-Schwerpunktprogramms „Biogene Sedimentation“ durchgeführt. Für die Bereitstellung von Personal- und Sachmitteln sind wir der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT zum aufrichtigen Dank verpflichtet. Die präparativen Arbeiten übernahm Herr H. MERTEL, während die Fotos und Reinzeichnungen

gen der Abbildungen von Herrn F. HOCK bzw. Herrn K. DOSSOW angefertigt wurden. Ihnen allen sei dafür herzlich gedankt. Besonderer Dank gilt Frau B. PFLIEGL-MOUSSAVIAN für Ihren ständigen Einsatz bei der Anfertigung des Manuskriptes.

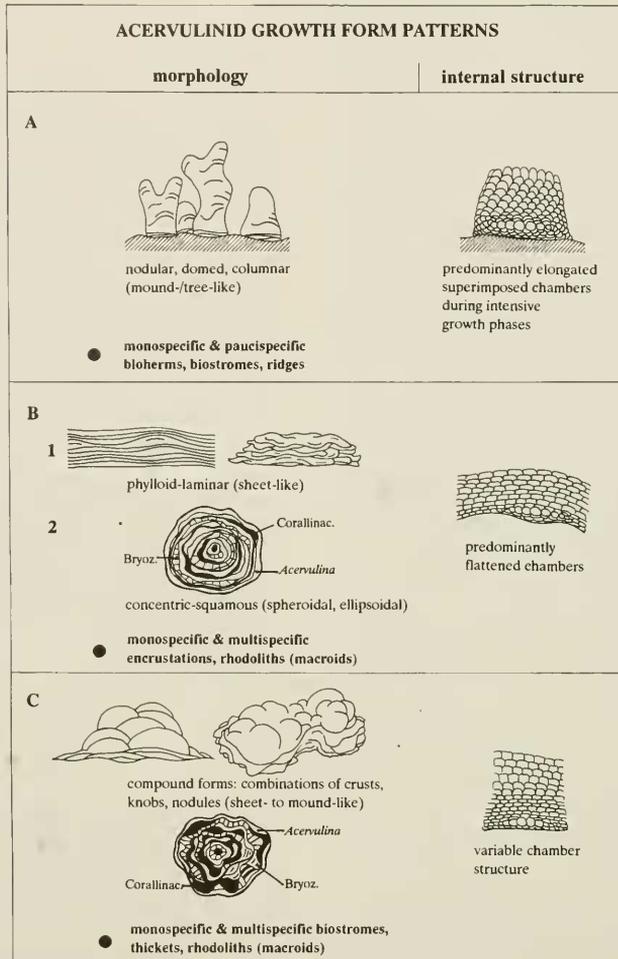


Abb. 1: Schematische Darstellung der Wuchsformen der inkrustierenden Acervulinidae am Beispiel von *Acervulina (=Solenomeris) ogormani* (Thanet - unteres Lutet); auch die jüngeren Arten *A. linearis* (oberes Cuis - oberes Priabon) und *A. inhaerens* (?oberes Miozän - Holozän) zeigen generell ähnliche Morphologien. Die Wachstumsstrategien stehen in direktem Zusammenhang mit Steuerungsfaktoren.

A: Knollige bis columnare Wuchsformen (mound-/tree-like). Die Individuen setzen ihr Wachstum im Spätstadium senkrecht zum Substrat fort. Die Kammerzyklen gehen allmählich in aufeinanderfolgende, mehr oder weniger horizontale Reihen über, in denen die Kammern der benachbarten Reihen höher und zunehmend übereinander aufgebaut wurden. Diese Wachstumsstrategie wird in erster Linie durch folgende Steuerungsfaktoren begünstigt: Meeresspiegelanstieg, spezielles Environment sowie stark reduzierte competitive Wechselwirkung. Mono- und paucispezifische wie auch massive Biostrome und in Ausnahmefällen auch Bioherme in vorwiegend oberen Litoralbereichen können dann die Folge sein.

B: Phylloid-laminare (sheet-like) Inkrustationen und laminar-konzentrische Rhodolithe und Macroide. Die primäre Wachstumsstrategie liegt hier in der Substratokkupation.

Gleich nach dem Juvenilstadium mit zyklisch angeordneten Periembrionalkammern setzt sich das Wachstum parallel zum Substrat fort. Der dadurch entstehende Bauplan besteht vorwiegend aus abgeflachten und aufeinander folgenden Kammerlagen. Die gleiche Wachstumsstrategie bestimmt auch die laminaren Rhodolithe und Macroide, deren einzelne Krusten um einen Kern konzentrisch aufgebaut sind. Als entscheidende Steuerungsmechanismen gelten competitive inter-/intraspezifische Wechselwirkung und längerfristige Stabilität des Environment.

Derartige laminaire, monospezifische bis multispezifische Buildups und Rhodolithe bzw. Macroide entwickeln sich vorwiegend in tieferen Litoralbereichen bis weit unterhalb 100 m Tiefe.

C: Krustig/knollige Wuchsformen (sheet- to mound-like). Das Wachstum der einzelnen Individuen einschließlich der assoziierten Begleitorganismen ist durch kombinierte bzw. wechselnde Strategien gekennzeichnet: parallel bis senkrecht zum Substrat. Dies kann auf wechselnde bzw. unterschiedliche ökologische Bedingungen während des Wachstums bzw. innerhalb des Biotops zurückgeführt werden. Macroide und multispezifische Rhodolithe sowie verschiedene Inkrustationen des flachen bis tieferen Litoralbereiches der Plattformen sind die am weitesten verbreiteten känozoischen Sedimentkörper, an deren Aufbau die Acervulinidae beteiligt sind.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

- ADEY, W.D. (1975): The algal ridges and coral reefs at St.Croix: their structure and Holocene development. - *Atoll. Res. Bull.*, 187: 67 S., 45 Abb.; Washington.
- ANSELMANN, S. (1990): Geologische Kartierung des Gebietes um Albas (Corbières, S Frankreich) und Fazielle Untersuchungen der Garumnium-Einheiten (Maastricht bis oberes Paläozän) in der Umgebung von Albas (Corbières, S Frankreich). - Unveröff. Dipl.-Arb., Inst. Paläont. hist. Geol. Univ. München, 128 S., 79 Abb., 4 Taf., 1 geol. Kt.; München.
- BOSELLINI, A. & GINSBURG, N. R. (1971): Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. - *J. Geol.*, 79: 669-682, 13 Abb., 2 Tab.; Chicago.
- BOSENCE, D. W. J. (1985): The „Coralligene“ of the Mediterranean - a recent analog for Tertiary coralline algal limestones. - In: TOOMEY, D. F. & NITECKI, M. H. (Hrsg.), *Palaeogeology*, 216-225, 4 Abb.; Berlin-Heidelberg (Springer).
- BRADY, H. B. (1884): Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger, during the years 1873-1876. - *Rep. Voy. Challenger*, Zool., 9: 814 S., 22 Abb., 116 Taf., 2 topogr. Kt.; London.
- CARPENTER, W. B., PARKER, W. K. & JONES, T. R. (1862): Introduction to the study of the Foraminifera. - 319 S., 22 Taf., 47 Abb.; London (Hardwicke).
- CARTER, H. J. (1876): On *Polytrema*. - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (4), 17: 185, Taf. 18-19; London.
- CARTER, H. J. (1877): On a Melobesian form of Foraminifera (*Gypsina melobesioides*, mih) and further observations on *Carpenteria monticulularis*. - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (4), 20: 172-176; London.
- CHAPMAN, F. (1902): The Foraminifera and introduction to the study of the Protozoa. - 354 S., 42 Abb.; London (Longmans, Green).
- CUSHMAN, J. A. (1927): An outline of a reclassification of the Foraminifera. - *Cushman Lab. Foram. Res.*, 3 (1): 1-105, Taf. 1-21; Sharon.
- CUSHMAN, J. A., TODD, R. & POST, R. J. (1954): Recent Foraminifera of the Marshall Islands. - *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 260-H: 319-384, Taf. 82-93, 3 Abb., 5 Tab.; Washington.
- DIENI, L., MASSARI, F. & POIGNANT, A. F. (1979): Testimonie di Paleocene marino in Sardegna. - *Riv. Ital. Paleont.*, 85 (2): 481-516, Taf. 45-50; Milano.
- DULLO, W.-C., MOUSSAVIAN, E. & BRACHERT, T. (1990): The foralgal crust facies of the deeper fore reefs in the Red Sea: a deep diving survey by submersible. - *Géobios*, 23 (3): 261-282, 3 Abb., Fig. 1-4; Lyon.
- EICHENNEER, H. (1988): Facies Geology of Late Maastrichtian to Early Eocene Coastal and Shallow Marine Sediments (Temp-Grams Basin, Northeastern Spain). - *Arbeiten Inst. Geol. Paläont. Univ. Tübingen*, 237 S., 131 Abb.; Tübingen.
- ELLIOTT, G. F. (1964): Tertiary Solenoporacean Algae and the reproductive structures of the Solenoporaceae. - *Palaentology*, 7 (4): 695-702, Taf. 104-108; London.
- FAGERSTROM, J. A. (1988): The Evolution of Reef Communities. - 600 S., 65 Abb., 51 Fig., 59 Tab.; New York (John Wiley & Sons).
- FAGERSTROM, J. A. (1988): A Structural Model for Reef Communities. - *Palaio*, 3 (2): 217-220, 1 Tab.; Tulsa.
- GALLOWAY, J. J. (1933): *A manual of Foraminifera*. - 483 S., 42 Taf.; Bloomington (Principia).
- HAGN, H. (1972): Über kalkalpine paläozäne und untereozäne Gerölle aus dem bayerischen Alpenvorland. - *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 12: 113-124, Taf. 7-8, 1 Abb.; München.
- HAGN, H. (1976): Neue Beobachtungen an Geröllen aus den Bayerischen Alpen und ihrem Vorland (Oberkreide, Alt- und Jungtertiär). - *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 16: 113-133, Taf. 11-13, 2 Abb.; München.
- HAGN, H. (1983): Die Kreide- und Alttertiär-Gerölle des Wachtberg-Schoters (Ottang, Subalpine Molasse) N Salzburg. - *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 23: 125-150, Taf. 1-3, 1 Abb.; München.
- HAGN, H. (1989): Über einige bedeutende Kreide- und Alttertiärgerölle aus der Faltenmolasse des Allgäu. - *Geologica Bavarica*, 94: 47, Taf. 1-10, 1 Abb.; München.
- HAGN, H. & WELLENHOFFER, P. (1967): Ein erraticus Vorkommen von kalkalpinem Oberozän in Pfaffing bei Wasserburg. Mit einem Beitrag von ALFRED SELMEIER. - *Geologica Bavarica*, 57: 205-288, Taf. 1-12, 5 Abb.; München.
- HAGN, H. & MOUSSAVIAN, E. (1980): Die Gosau und Alttertiärgerölle des Westerbuchbergs (Unt. Eger, Subalpine Molasse, Chiemgau). - *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 20: 137-157, Taf. 11-12, 2 Abb.; München.
- HAGN, H., HILLEBRANDT, A. V., LINDENBERG, H. G., MALZ, H., MARTINI, E., MOUSSAVIAN, E. & ULLRICH, M. (1981): Kalkalpines Mesozoikum und Alttertiär zwischen Reit im Winkel und dem Inn. - In: HAGN, H. (Hrsg.), *Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht*, *Geologica Bavarica*, 82: 133-159, 4 Abb.; München.
- HANZAWA, S. (1945): Note on an Eocene Foraminiferal Limestone from New Britain. - *Jap. J. Geogr.*, 20 (2-4): 59-61, Taf. 14-15; Tokio.
- HANZAWA, S. (1957): Cenozoic Foraminifera of Micronesia. - *Geol. Soc. America, Mem.*, 66: 1-163, Taf. 1-41, 12 Abb., 7 Tab.; New York.
- HANZAWA, S. (1959): Occurrence of the Foraminiferal Species *Acerulina linearis* HANZAWA from St. Bartholomeu I., French West Indies. - *J. Paleont.*, 33: 843-845, Taf. 117; Tulsa.
- HOFKER, J. (1927): The Foraminifera of the Siboga Expedition. Part I. Families Tinoporidæ, Rotaliidae, Nummulitidae, Amphisteginidae. - *Siboga-Expeditie IV*: 1-78, Taf. 1-38, 11 Abb.; Leiden.
- HOFLING, R. (1989): Distribution patterns of agglutinated foraminifera in Upper Cretaceous rudistid-dominated palaeoenvironments. - *Abstr. IFAW III*: 49; Tübingen.
- HOFLING, R. (1992): Eine erweiterte Rifftypologie und ihre Anwendung auf kretazische Biokonstruktionen. - Unveröffentl. Habilitationsschrift Univ. München, 270 S., 31 Abb., 34 Taf.; München.
- HOFLING, R. & MOUSSAVIAN, E. (1990): Palaeocene acervulinid foraminifera: their role as encrusting, rhodolith-forming and reef-building organisms. - *Abstr. 13th Int. Sedimentol. Congr.*: 227-228; Nottingham.
- HOTTINGER, L. (1983): Neritic Macrooid Genesis, an Ecological Approach. - In: PERYT, T., *Coated Grains*, 38-55, 30 Abb.; Berlin-Heidelberg (Springer Verlag).
- HURTER, A. (1990): I. Geologische Kartierung des Gebietes zwischen Villerouge-Termenès und Albas (Südwest-Frankreich). II. Palökologische Untersuchungen der paleogenen Mergel-Plattensandstein-Folge in der Série Nummulitique der Carrières (Südwest-Frankreich). - Unveröff. Dipl.-Arb. Inst. Paläont. hist. Geol. Univ. München, 34+65 S., 6 Taf., 15+26 Abb., 1 geol. Kt.; München.
- JACKSON, J. B. C. (1979): Morphological strategies of sessile animals. - In: LARWOOD, G. P. & ROSEN, B. R. (Hrsg.), *Biology and Systematic of Colonial Organisms*, 499-555, 13 Abb., 13 Tab.; New York.
- JOHNSON, J. H. & KASKA, H. V. (1965): Fossil Algae from Guatemala. - *Prof. Contr. Colorado School Mines*, 1: 152 S., 47 Taf., 44 Tab.; Golden.
- LINDSAY, M. (1913): On *Gypsina plana* CARTER, and the relation of the Genus. - *Trans. Linn. Soc. London*, (2, Zool.), 16: 45-51, 6 Abb.; London.
- LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. (1964): Sarcodina Chiefly „Thecamoebians“ and Foraminifera. - In: MOORE, R. C. (Hrsg.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista*, 2, 2 Bände: 1-XXXI, C1-900, 653 Abb.; Lawrence (Univ. Kansas Press).
- LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. (1988): Foraminiferal genera and their classification. - 2 Bände. I (Text): 970 S., II (Tafeln): 220 S., 847 Taf.; New York (van Nostrand Reinhold).

- MASLOV, V. P. (1956): Iskopaemye izvestkovye vodorosli SSSR. - Akad. Nauk SSSR, Trudy Inst. Geol. Nauk, 160: 301 S., 86 Abb., 9 Tab., 136 Taf.; Moskva.
- MINNERY, G. A., REZAK, R. & BRIGHT, T. J. (1985): Depth-Zonation and Growth Form of Crustose Coralline Algae: Flower Garden Bank, Northwestern Gulf of Mexico. - In: TOOMEY, D. F. & NITCEKI, M. H. (Hrsg.), *Paleoecology*, 237-242, 5 Taf.; Palermo.
- MOUSSAVIAN, E. (1984): Die Gosau- und Alttertiär-Gerölle der Angerberg-Schichten (Höheres Oligozän, Unterinntal, Nördliche Kalkalpen). - *Facies*, 10: 1-86, Taf. 1-11, 4 Abb., 7 Tab.; Erlangen.
- MOUSSAVIAN, E. (1989): Über die systematische Stellung und die Bestimmungskriterien der Solenoporaceen (Rhodophyceae). - *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 109: 51-91, Taf. 1-6; Frankfurt.
- MOUSSAVIAN, E. (1992): On Cretaceous Bioconstructions: Composition and Evolutionary Trends of Crust-building Associations. - *Facies*, 26: 117-144, 1 Abb., Taf. 23-30; Erlangen.
- NEUMANN, M. (1986): Le genre Orbitoides. I. Réflexions sur les espèces primitives attribuées à ce genre. - *Rev. Micropaléont.*, 29 (4): 220-261, 25 Abb., Taf. 1-6; Paris.
- PERRIN, C. (1987): *Solenomeris*, un foraminifère Acervulinidae constructeur de récifs. - *Rev. Micropaléont.*, 30 (3): 197-206, 3 Abb., Taf. 1-3; Paris.
- PFEINDER, J. (1926): Sur les organismes du Nummulitique de la colline de San Salvador près Camarasa (province de Lerida, Catalogne). - *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 26: 321-330, Taf. 8-15; Madrid.
- PILLER, W. & PERVESLER, P. (1989): The Northern Bay of Safaga (Red Sea, Egypt): an actupaleontological approach. I. Topographie and Bottom facies. - *Beitr. Paläont. Österr.*, 15: 103-147, 8 Abb., Taf. 1-10, 1 Kt; Wien.
- PLAZIAT, J.-C. (1984): Le Domaine Pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Eocène. Stratigraphie, Paléoenvironnements et évolution paléogéographique. - Thèse, Univ. Paris-Sud., 1362 S., 528 Abb.; Paris.
- PLAZIAT, J.-C. & PERRIN, C. (1992): Multikilometer-sized reefs build by foraminifera (*Solenomeris*) from the early Eocene of the Pyrenean domain (S. France, N. Spain): Palaeoecologic relations with coral reefs. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 96: 195-231, 31 Abb.; Amsterdam.
- POIGNANT, A.-F. & BLANC, P. L. (1974): Les Algues calcaires du Crétacé supérieur des rîdes de Villegrains-Landiras et Roquefort-Créon (Aquitaine centrale). - *Géobios*, 7 (1): 71-75, Taf. 13-14; Lyon.
- RAO, S. R. N. & VARMA, C. P. (1953): Fossil algae from the Salt Range. - *Palaeobotanist*, 2: 19-23, 2 Taf.; Lucknow.
- REHBACH, K. (1990): Geologische Kartierung des Gebietes zwischen Villerouge-Termenés und Albas (Corbières, Süd-Frankreich) und Fazielle Untersuchungen der Miliolidenkalke des unteren Ierd im Gebiet zwischen Villerouge-Termenés und Albas (Corbières, Süd-Frankreich). - Unveröff. Dipl.-Arb. Inst. Paläont. hist. Geol. Univ., 142 S., 70 Abb., 1 Taf., 1 geol. Kt.; München.
- REISS, Z. & HOTTINGER, L. (1984): The Gulf of Aquaba. Ecological Micropaleontology. - *Ecological Studies*, 50: 354 S., 207 Abb.; Berlin-Heidelberg (Springer).
- SCHULTE, S., DAVAUD, E. & WERNLI, R. (1993): Les bioconstructions à foraminifères de l'Urgonien du Massif du Haut-Giffre (Hte. Savoie, France). - *Bull. Soc. géol. France* (in press).
- SILVESTRI, A. (1937): Foraminifera dell'Oligocene e del Miocene della Somalia. - *Palaeontogr. Ital.*, 32 (2): 45-264, Taf. 4-22; Siena.
- TAPPAN, H. (1980): The Palaeobiology of plant protists. - 1028 S., 572 Abb.; San Francisco (Freeman).
- TRAUTH, F. (1918): Das Eozänvorkommen bei Radstadt im Pongau und seine Beziehung zu den gleichaltrigen Ablagerungen bei Kirchberg am Wechsel und Wimpassing am Leithagebirge. - *Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl.*, 95: 171-278, 5 Abb., 4 Tab., 5 Taf.; Wien.
- TOOMEY, D. F. (1975): Rhodolites from the Upper Paleozoic of Kansas and the Recent - a comparison. - *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, 1975 (4): 242-255; Stuttgart.
- UHLIG, V. (1886): Ueber eine Mikrofauna aus dem Alttertiär der westgalizischen Karpathen. - *Jb. K. K. Geol. Reichsanst.*, 36: 141-214, Taf. 2-5, 13 Abb.; Wien.
- WENDT, J. (1969): Foraminiferen-"Riffe" im karnischen Hallstätter Kalk des Feuerkogels (Steiermark, Österreich). - *Paläont. Z.*, 43 (3/4): 177-193, 7 Abb., Taf. 21-22; Stuttgart.
- WRAY, J. L. (1977): *Calcareous Algae*. - 185 S., 170 Abb., 7 Tab.; Amsterdam-Oxford-New York (Elsevier).
- YABE, H. (1918): Notes on a *Carpenteria*-Limestone from B. N. Borneo. - *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Sec. Ser. (Geol.)*, 5: 15-30, 2 Tab., Taf. 3-5; Sendai.
- YABE, H. & HANZAWA, S. (1929): Tertiary Foraminiferous Rocks of the Philippines. - *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Sec. Ser. (Geol.)*, 11 (3): 137-189, 1 Tab., Taf. 15-27; Sendai.
- YABE, H. & HANZAWA, S. (1930): Tertiary Foraminiferous Rocks of Taiwan (Formosa). - *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Sec. Ser. (Geol.)*, 14 (1): 1-46, 1 Abb., 2 Tab., Taf. 1-16; Sendai.